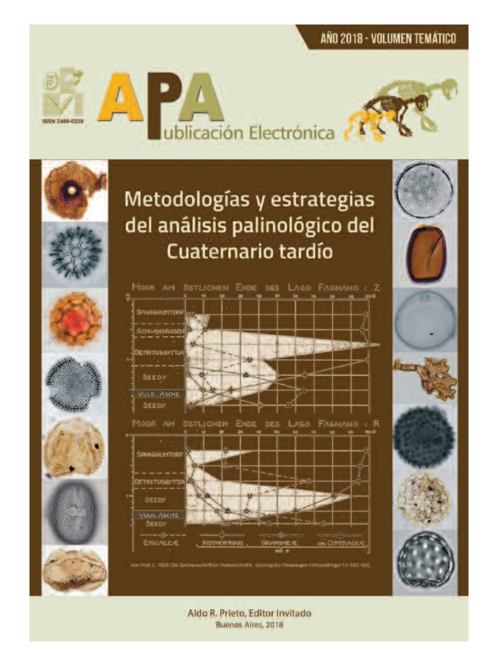


www.peapaleontologica.org.ar





RECONSTRUCCIÓN DEL RÉGIMEN DE INCENDIOS EN ECOSISTEMAS TEMPLADOS PATAGÓNICOS SOBRE LA BASE DE REGISTROS DE CARBÓN VEGETAL SEDIMENTARIO (*CHARCOAL*) Y POLEN DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO. TENDENCIAS METODOLÓGICAS, RESULTADOS Y PERSPECTIVAS

GONZALO DAVID SOTTILE[1]
YAMILA SOLEDAD GIACHÉ[2]
MARÍA MARTHA BIANCHI[2]

[1]Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Laboratorio de Paleoecología y Palinología. Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina.
[2]Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano-CONICET. 3 de Febrero 1378, Capital Federal, Argentina.

Para citar este artículo: Gonzalo David Sottile, Yamila Soledad Giaché y María Martha Bianchi (2018). Reconstrucción del régimen de incendios en ecosistemas templados patagónicos sobre la base de registros de carbón vegetal sedimentario (*Charcoal*) y polen durante el Cuaternario tardío. Tendencias metodológicas, resultados y perspectivas. En: A.R. Prieto (Ed.), *Metodologías y estrategias del análisis palinológico del Cuaternario tardío. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 18 (2): 102–119.

Link a este artículo: http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.23.07.2018.262

DESPLAZARSE HACIA ABAJO PARA ACCEDER AL ARTÍCULO

Asociación Paleontológica Argentina
Maipú 645 1° piso, C1006ACG, Buenos Aires
República Argentina
Tel/Fax (54-11) 4326-7563
Web: www.apaleontologica.org.ar

Otros artículos en Publicación Electrónica de la APA 18(2):

Aldo R. Prieto *et al.*
ARQUEOPALINOLOGÍA: UNA REVISIÓN DEL ANÁLISIS POLÍNICO EN EL CONTEXTO DE SITIOS ARQUEOLÓGICOS DE SOCIEDADES DE CAZADORES-RECOLECTORES DE LA ARGENTINA (32°–52° S)

Santiago Fernández *et al.*
BOSQUES EN MOVIMIENTO. CASUÍSTICAS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO

Lorena Laura Musotto *et al.*
LA PALINOLOGÍA COMO UNA HERRAMIENTA PARA LA CARACTERIZACIÓN DE PALEOAMBIENTES CONTINENTALES Y MARINOS DEL CUATERNARIO TARDÍO EN EL ARCHIPIÉLAGO DE TIERRA DEL FUEGO

APA Publicación Electrónica
Año 2018 - 18(2): 102–119
ARTÍCULO
ISSN 2469-0228

RECONSTRUCCIÓN DEL RÉGIMEN DE INCENDIOS EN ECOSISTEMAS TEMPLADOS PATAGÓNICOS SOBRE LA BASE DE REGISTROS DE CARBÓN VEGETAL SEDIMENTARIO (*CHARCOAL*) Y POLEN DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO. TENDENCIAS METODOLÓGICAS, RESULTADOS Y PERSPECTIVAS

GONZALO DAVID SOTTILE[1], YAMILA SOLEDAD GIACHÉ[2] Y MARÍA MARTHA BIANCHI[2]

[1]Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, CONICET-Universidad Nacional de Mar del Plata, Laboratorio de Paleoecología y Palinología. Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina. *gonzalo_sottile@yahoo.com.ar*

[2]Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano-CONICET. 3 de Febrero 1378, Capital Federal, Argentina.
yamilagiache@gmail.com; *mariamarthabianchi@gmail.com*

Resumen. La ecología de incendios es una actividad interdisciplinaria concerniente al estudio de los procesos naturales que involucran fuego en los ecosistemas y su interacción con los componentes bióticos y abióticos. Numerosos estudios orientados al conocimiento de la evolución de los ecosistemas naturales y humanos bajo la influencia recurrente del fuego atraviesan el trabajo interdisciplinario en el marco de la Ecología y de las Ciencias de la Tierra. El efecto de los incendios naturales y antrópicos en la evolución del paisaje, su impacto en las comunidades de bosque y la respuesta de los ecosistemas a los incendios son temas de debate y deben ser evaluados en diferentes escalas, tanto temporales como espaciales. En este trabajo se presentan algunos ejemplos que ponen en evidencia en qué medida la metodología aplicada al estudio de la producción, dispersión y depositación del carbón vegetal sedimentario o *charcoal* en cuencas lacustres y humedales contribuye a dar respuestas a estos interrogantes, se realiza una actualización bibliográfica y se describen algunos ejemplos de los estudios a escala de siglos a milenios, realizados hasta el momento en el sur de América del Sur.

Palabras clave. Paleoecología. Palinología. Métodos de reconstrucción de la historia de incendios. Ecología del fuego. Holoceno. PleistocenoTardío.

Abstract. FIRE REGIME RECONSTRUCTION IN PATAGONIAN TEMPERATE ECOSYSTEMS BASED ON CHARCOAL AND POLEN RECORDS DURING THE LATE QUATERNARY. METHODOLOGICAL TRENDS, RESULTS AND PERSPECTIVES. Fire ecology is an interdisciplinary activity concerning the study of natural processes that involve fire interactions with biotic and abiotic components of the ecosystems. Numerous studies focused on the knowledge of the evolution of natural and human ecosystems under the recurrent influence of fire need the interdisciplinary work between Ecology and Earth Sciences. The effect of natural and anthropogenic fires on the evolution of the landscape, its impact on forest communities and the response of ecosystems to fires are topics for debate and should be evaluated at both temporal and spatial scales. In this paper we present some examples that show the extent to which the methodology applied to the study of the production, dispersion and deposition of sedimentary charcoal in lake basins and wetlands contributes to give answers to these debates. We also present some updated references and describe examples of these paleoecological studies focused at centuries to millennia scales in southern South America.

Key words. Paleoecology. Palynology. Fire history reconstruction methods. Fire ecology. Holocene. Late Pleistocene.

Los incendios naturales son disturbios críticos que impactan en los procesos atmosféricos y biogeoquímicos a escala global al mismo tiempo que regulan la composición y la dinámica de los ecosistemas terrestres (Bowman *et al.*, 2009). Son producto de complejas interacciones entre el clima y la vegetación. Los mecanismos que regulan los patrones de incendio varían de manera específica en distintas escalas temporales. En escalas de milenios y siglos los cambios en el clima alteran las propiedades principales de los incendios regionales y la composición de la vegetación. En escalas más cortas, las características del clima, el tiempo atmosférico y el tipo de vegetación determinan las condiciones en las que se producen los incendios de años particulares y la dinámica de la sucesión post-incendios (*e.g.*, Paristis *et al.*,

2014; Sottile *et al.*, 2015a; Tepley *et al.*, 2016). Por ejemplo, las variaciones climáticas interanuales asociadas a interacciones clima-atmósfera favorecen la ocurrencia de incendios, a la vez que las variaciones climáticas más lentas, producidas durante miles de años, determinan el reemplazo de las comunidades y sus respectivos regímenes de incendio. Las actividades humanas pasadas y presentes también afectan las interrelaciones mencionadas. Por lo tanto, los incendios antropogénicos también deben ser evaluados tanto en escalas temporales como espaciales. Numerosos interrogantes sobre la evolución de los ecosistemas naturales y humanos atraviesan el trabajo interdisciplinario en el marco de las Ciencias de la Tierra. ¿Cómo afectan los incendios la evolución del paisaje regional? ¿Cómo afectan los incendios a las comunidades de bosque? ¿Cómo responden los ecosistemas a los incendios generados por el efecto antrópico? El estudio de la ecología de incendios es una actividad interdisciplinaria (con importantes aportes desde la Botánica, la Ecología, la Geología y la Climatología) concerniente a la comprensión de los procesos naturales que involucran al fuego en un ecosistema y su interacción con los componentes bióticos y abióticos (Whitlock *et al.*, 2010; Kitzberger, 2012; Flannigan *et al.*, 2013). Actualmente, los estudios de ecología de incendios abarcan múltiples escalas espaciales, desde la utilización de imágenes satelitales para detectar la ocurrencia de incendios y mapear áreas afectadas por los mismos hasta la existencia de grandes bases de datos de incendios presentes y pasados (en ocasiones de libre acceso o en formato de consorcio) que han facilitado dar respuestas al entendimiento de los patrones de fuego a nivel global (*e.g.*, http://www.globalfiredata.org/), continental (*e.g.*, Di Bella *et al.*, 2006) y regional (*e.g.*, Fischer *et al.*, 2015). La Paleoecología mediante la reconstrucción del régimen de incendios a diferentes escalas temporales brinda un aporte fundamental para entender la evolución de los ecosistemas frente a este tipo de disturbios y en el contexto del cambio global (Whitlock *et al.*, 2010). Para ello también existen diferentes bases de datos de registros fósiles en general del Cuaternario tardío (*e.g.*, *Neotoma Paleoecology Database and Community*: http://www.neotomadb.org/; *Global Charcoal Database*- GCD, http://www.paleofire.org/; Power *et al.*, 2010; Hantson *et al.*, 2016) que han facilitado el análisis de la importancia de los incendios en diferentes regiones del planeta y las tendencias a escala global y continental desde la transición Pleistoceno/Holoceno (Marlon *et al.*, 2013; Hawthorne *et al.*, 2017).

Las metodologías en paleoecología del fuego utilizadas son muy diversas. Entre ellas pueden mencionarse: métodos experimentales a campo y de laboratorio que permiten calibrar y modelar los procesos tafonómicos involucrados en la depositación y representación del carbón vegetal sedimentario o *charcoal* (de ahora en más carbón) en diferentes cuencas sedimentarias (*e.g.*, Higuera *et al.*, 2007; Peters e Higuera, 2007; Bianchi y Quintana, 2010; Quintana y Bianchi, 2010;Vannière *et al.*, 2015); microscopía óptica y electrónica de sedimentos y partículas de carbón que permiten la diferenciación de tipos morfológicos o morfotipos de partículas de carbón que brindan información acerca de la biomasa que se combustiona parcialmente y características del tipo de incendio que les dio origen (Conedera *et al.*, 2009; Courtney Mustaphi y Pisaric, 2014); métodos estadísticos desarrollados especialmente para el registro de carbón (*e.g.*, Higuera *et al.*, 2009); una serie de análisis estadísticos vinculados con modelos de edad-profundidad (*e.g.*, Blaauw y Christen, 2011) y otros análisis de series temporales que se comparten con el análisis del registro polínico para sedimentos del Cuaternario tardío.

Si bien existen algunas síntesis metodológicas que abordan exhaustivamente el análisis de partículas de carbón (*e.g.*, Whitlock y Millspaugh, 1996; Whitlock y Larsen, 2001; Conedera *et al.*, 2009) en este trabajo nos proponemos: (1) enumerar los métodos más recientemente utilizados para el análisis del registro paleoecológico del régimen de incendios con énfasis en ejemplos publicados para ecosistemas de la Patagonia; (2) presentar una actualización bibliográfica de los estudios realizados hasta el momento en el sur de América del Sur y una breve reseña acerca del aporte del estudio de carbón durante los últimos 30 años; y (3) presentar algunos ejemplos concretos que ponen en evidencia en qué medida el análisis de carbón, junto con el registro polínico, contribuyen a dar respuestas a algunos interrogantes planteados en esta introducción. En adelante tomaremos algunos registros de carbón y polen de sitios de la Patagonia (Fig. 1) previamente publicados para ilustrar y discutir los objetivos propuestos en este trabajo.

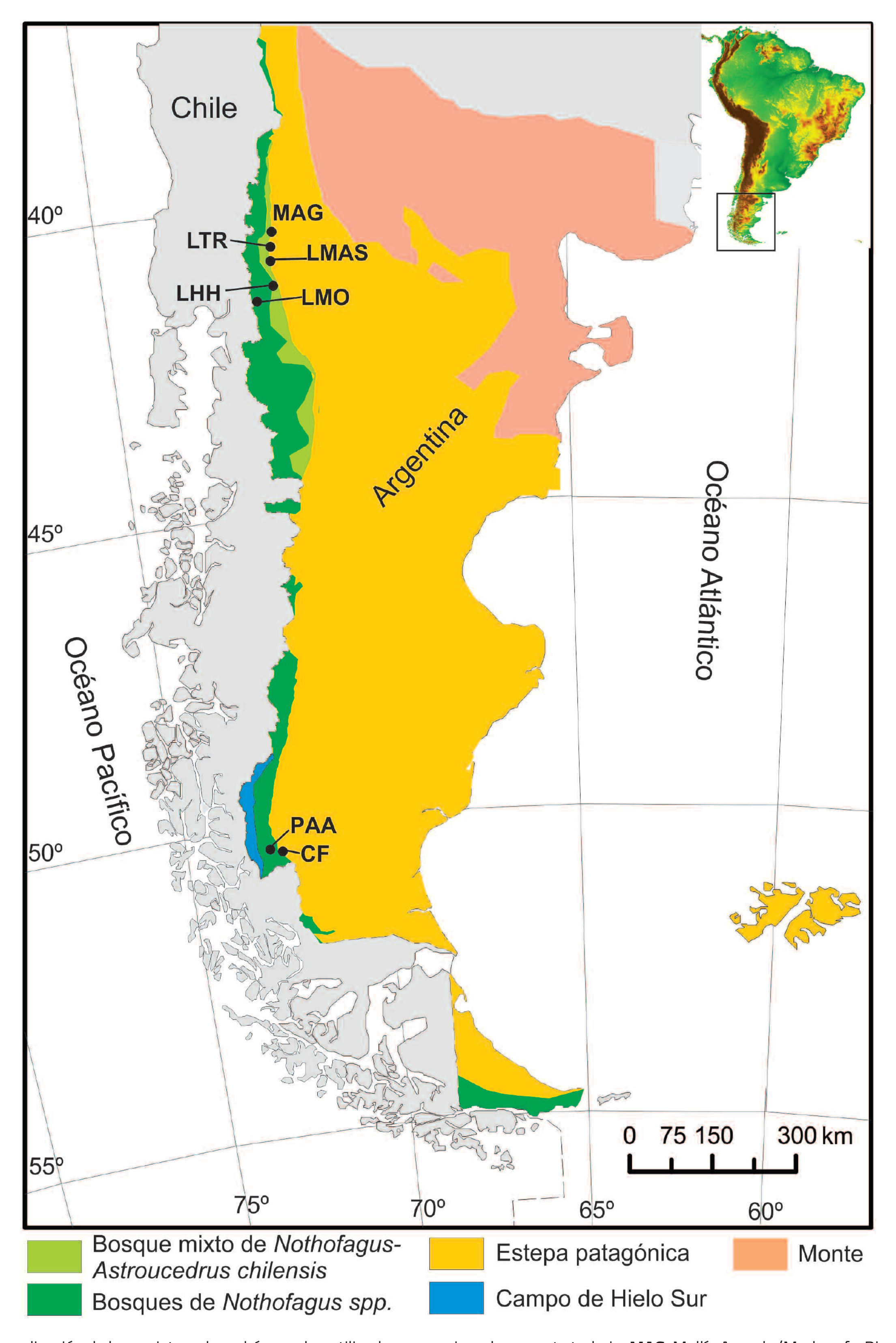


Figura 1. Localización de los registros de carbón y polen utilizados como ejemplos en este trabajo; **MAG,** Mallín Aguado (Markgraf y Bianchi, 1999); **LTR,** Lago Trébol (Whitlock *et al.*, 2006); **LMAS,** Lago Mascardi (Bianchi y Ariztegui, 2012); **LHH,** Laguna Huala Hué (Iglesias *et al.*, 2012a); **LMO,** Laguito del Morro (Giaché y Bianchi, 2018); **PAA,** Península Avellaneda (Sottile, 2014; Sottile *et al.*, 2015b); **CF,** Cerro Frías (Sottile *et al.*, 2012).

MÉTODOS UTILIZADOS PARA EL ANÁLISIS DE PARTÍCULAS DE CARBÓN EN PATAGONIA

El carbón es el producto de la combustión incompleta de la materia orgánica durante la ocurrencia de incendios (Fig. 2). Las fuentes de ignición incluyen la combustión espontánea (mallines y turberas), la actividad volcánica, las chispas producidas por rocas al caer y principalmente, la caída de rayos (Christensen, 1993; Garreaud *et al.*, 2014). Los primeros modelos teóricos de transporte y depósito de carbón aplicados a la ecología de incendios fueron publicados por Clark (1988) y Clark y Patterson (1997). Por otro lado los estudios de acumulación de carbón en lagos durante y después de un incendio fueron publicados por Whitlock y Millspaugh (1996) y Gardner y Whitlock (2000).

Los incendios pueden afectar áreas de distinto tamaño y las partículas de carbón pueden ser utilizadas como un registro preciso de los incendios ocurridos en el pasado porque se conservan bien en los depósitos de lagos, mallines y turberas. Según Whitlock y Millspaugh (1996) los supuestos que fundamentan el uso del carbón en lagos como indicador de incendios son: (1) la mayoría del carbón proviene de la caída durante o inmediatamente después de un episodio de incendio (carbón primario); el carbón redepositado (carbón secundario) es una componente menor; (2) las partículas grandes de carbón no son transportadas a larga distancia y por lo tanto son indicadoras de incendios locales (carbón local); (3) el depósito de carbón es similar en todo el fondo del lago; (4) los lagos pequeños tienen áreas de aporte de menor tamaño que los lagos grandes y por lo tanto proveen un mejor registro de los incendios locales; y (5) la componente regional y la componente extra-local representan una contribución menor al carbón depositado en un lago. Estos supuestos también se aplican para el depósito de carbón en mallines y turberas, a excepción del punto tres. Las características de la cuenca y del ambiente de depositación (lagos, mallines y turberas) se deben tener en cuenta durante la elección de los sitios de muestreo.

La extracción de testigos sedimentarios en turberas y mallines para la obtención de carbón es comúnmente realizada con barrenos de tipo Ruso (Barreno Rusa). Estos muestreadores consisten básicamente en un barreno de media caña que se inserta en el sedimento manualmente. La muestra queda alojada en un canalón, cerrado por una placa, que pivota sobre el eje central del cilindro, atrapando así la muestra (Fig. 2). Este muestreador solo es adecuado para sedimentos blandos, siendo por lo tanto ideal para el muestreo de turberas o mallines con alto contenido de materia orgánica. En lagos, el muestreo de testigos sedimentarios se realiza mediante sondas a pistón (*Livingston* o similar) desde una embarcación o plataforma para lograr el hincado vertical del instrumento de muestreo.

A. Extracción, procesamiento de muestras y recuento de partículas

Las partículas de carbón microscópico (micro-carbón), con tamaño menor de 100 μm, presentes en las muestras palinológicas de secuencias sedimentarias, se computan bajo microscopio óptico en preparados polínicos. El carbón microscópico permite reconstruir la historia de los incendios a escala regional. En cambio, las partículas de carbón macroscópico (macro-carbón) que presentan un tamaño mayor de 100 μm, se cuentan bajo lupa. Este tamaño de partículas se utiliza para la reconstrucción de la historia de los incendios a escala local (Whitlock y Larsen, 2001).

El muestreo de partículas de macro-carbón se realiza a partir de muestras de 1-5 cm^3 tomadas en forma sistemática a intervalos contiguos de 1 cm, en testigos sedimentarios previamente fotografiados y descriptos litológicamente. Cada muestra es colocada en una solución defloculante (*e.g.*, solución al 2% de $(NaPO3)_6$ ó al 10% de KOH) por un mínimo de 24 h, dependiendo del tipo de sedimento. Luego, las muestras son filtradas bajo agua con tamices de 250, 125 y 60 μm de apertura de malla. Esto último debe realizarse suavemente evitando la fricción para no romper las partículas de carbón. El material recuperado se coloca en cápsulas de Petri para realizar el conteo e identificación de partículas de carbón bajo aumentos 10-70X (Figs. 2, 3). Durante el conteo es común identificar dos morfotipos generales de partículas de carbón: leñosas y herbáceas (en especial cutículas de gramíneas; Fig. 3). Courtney Mustaphi y Pisaric (2014) clasificaron el carbón en 27 morfotipos para el registro de sedimentos de lagos en los bosques del sudeste de la Columbia Británica (Canadá) y vincularon los cambios en los conjuntos de morfotipos con cambios en el clima-vegetación desde el Holoceno Medio. Estos resultados estimulan a continuar esta línea de investigación en di-

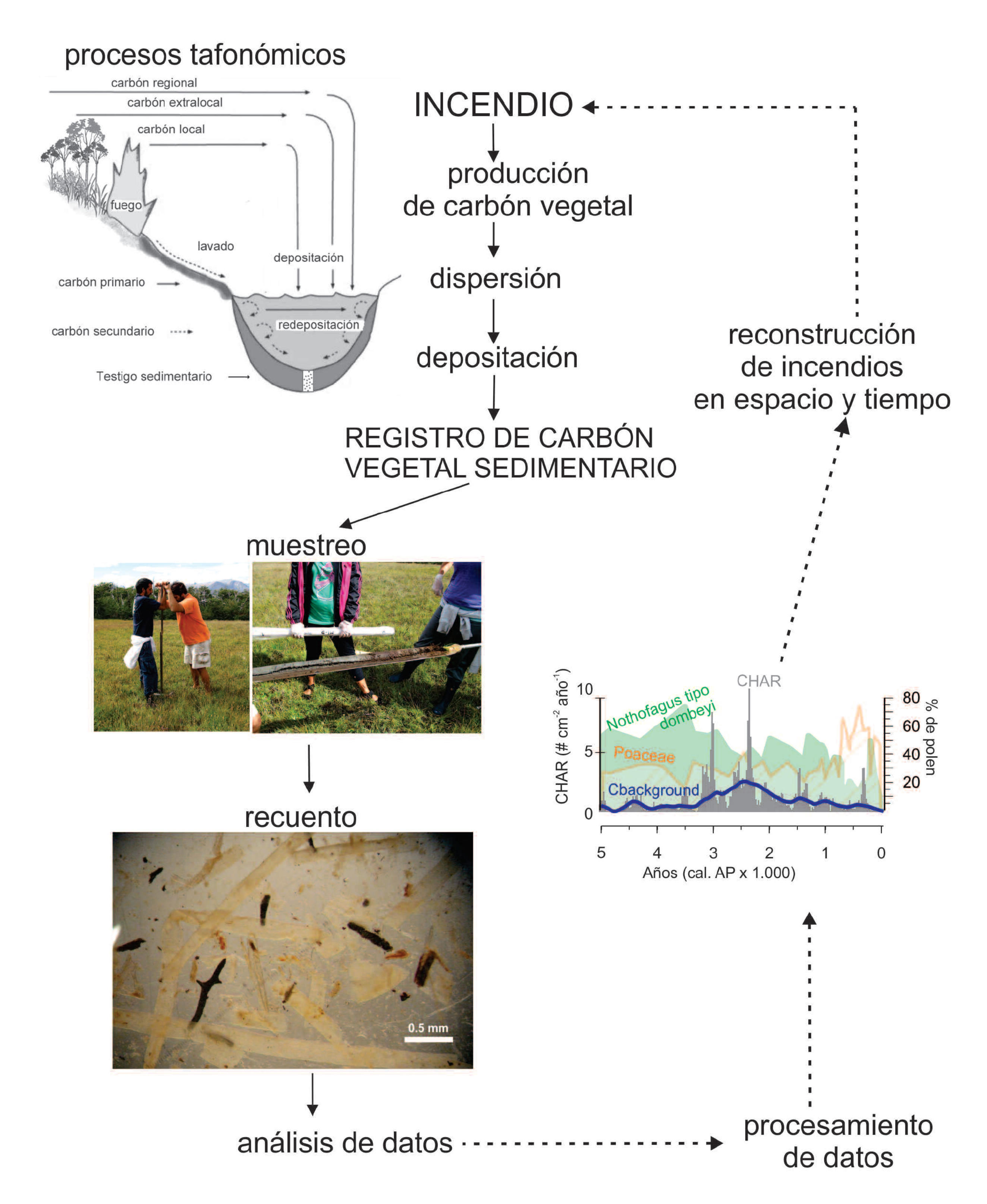


Figura 2. Modelo de dispersión y depositación de las distintas componentes del carbón vegetal sedimentario producido por un incendio (modificado de Whitlock y Larsen, 2001) y pasos metodológicos involucrados en el análisis de carbón vegetal sedimentario y la reconstrucción del régimen de fuego para un ecosistema.

ferentes ecosistemas de América del Sur. Los recuentos de partículas son convertidos a valores de concentración (número de partículas.cm^{-3}) y en tasas de depositación de carbón dividiendo la concentración por el tiempo de depositación (Whitlock y Larsen, 2001).

B. Análisis de datos

El régimen de incendios de un área se caracteriza por la frecuencia, intensidad, duración, tipo y estacionalidad de los incendios que prevalecen por largos períodos en esa área (Whelan, 1995). La aplicación de programas estadísticos específicos permite la identificación de eventos de incendio en el registro sedimentario y también el cálculo de la frecuencia, magnitud y la severidad de los mismos. Para el análisis de las partículas de macro-carbón es comúnmente utilizado el programa *CharAnalysis* (Higuera *et al.*, 2009). Para obtener un registro de las tasas de acumulación de carbón es necesario contar con una cronología de alta resolución. Para eso es necesario disponer de un número adecuado de dataciones radiocarbónicas que permitan sostener con rigurosidad la cronología. Los modelos edad-profundidad se basan en la interpolación lineal o la regresión lineal, polinómica, cúbica o suavizada. Teniendo edades radiocarbónicas o calibradas, a determinadas profundidades, el siguiente paso es proporcionar estimaciones de edad para todas las profundidades en la secuencia sedimentaria. Las fechas radiocarbónicas deben ser calibradas con el fin de ubicarlas en una escala de años calendarios, utilizando programas de calibración estándar. Existen varios programas, que se utilizan para realizar modelos de edad-profundidad (*e.g.*, *MCAge software*, Higuera *et al.*, 2009; *Bacon*, Blaauw y Christen, 2011; *Psimpol*, Bennett, 2005; *Clam 2.2*, Blaauw, 2010). Este último utiliza como plataforma el programa R (*R Development CoreTeam*, 2013) permitiendo calibrar fechas radiocarbónicas y realizar modelos de edad-profundidad (Blaauw, 2010). Un perfil estratigráfico con varias fechas radiocarbónicas, puede ser procesado de forma semi-automática con el fin de obtener modelos temporales. *CharAnalysis* (Higuera *et al.*, 2009) es un programa de herramientas diagnósticas y analíticas diseñadas para el análisis de los registros de carbón con el objetivo de reconstruir el historial de incendios de una cuenca lacustre o de un humedal. El programa realiza un análisis de series temporales descomponiendo el registro de carbón en componentes de baja y alta frecuencia, y utiliza un umbral definido que separa la variación en la abundancia de carbón del depósito

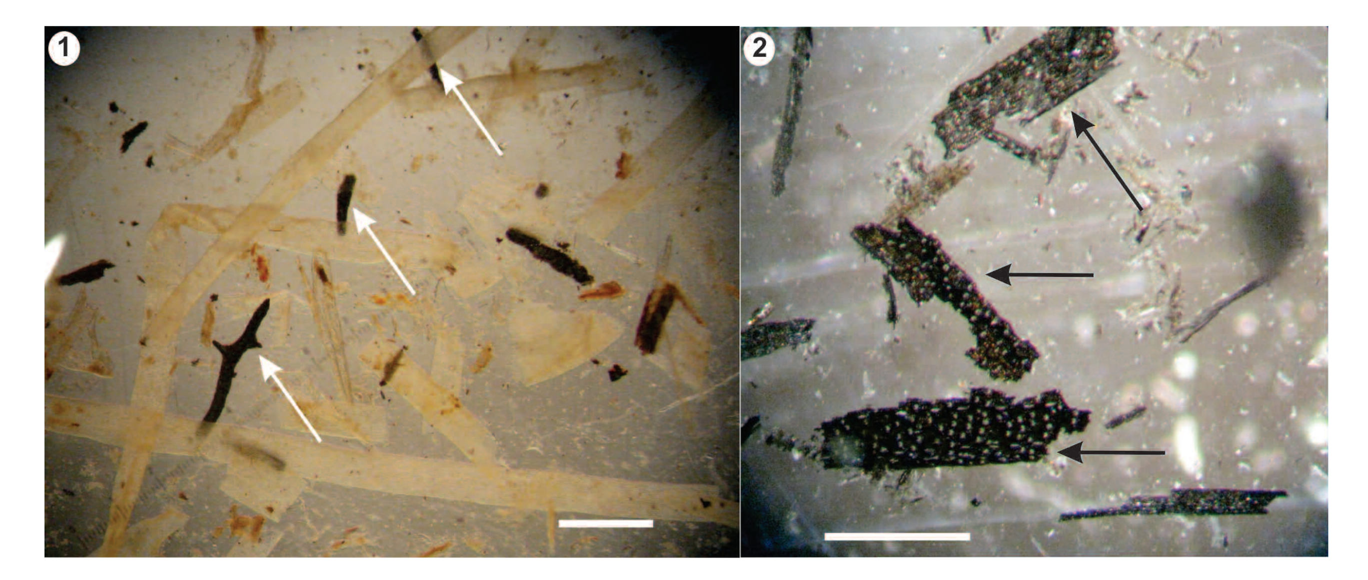


Figura 3. Diferentes morfotipos de carbón vegetal sedimentario. **1,** partículas de carbón leñoso del registro Península Avellaneda Alto (Sottile, 2014). **2,** cutículas carbonizadas actuales de gramíneas de los géneros *Hordeum*, *Bromus* y *Festuca*. Luego de la ignición controlada de tallos y hojas, los restos de gramíneas carbonizados fueron macerados para reproducir parcialmente la erosión mecánica que resisten las partículas al ser transportadas y depositadas. Nótese los múltiples poros dejados por la ausencia de las células guardianas de los estomas en las cutículas de gramíneas carbonizadas. Las flechas señalan los fragmentos de carbón vegetal. Escala= 0,5 mm.

asociado a la ocurrencia de incendios en áreas circundantes (carbón primario) respecto a la depositación de carbón aleatoria por resuspensión de partículas (carbón secundario o $CHAR_{noise}$ *sensu* Higuera *et al.*, 2009). Para ello en primera instancia convierte los recuentos de partículas de carbón por cm^3 en una tasa de acumulación de carbón (de ahora en más CHAR). Esta última es el número de partículas de carbón.cm^2.año^{-1}. A partir de la serie de CHAR se calcula la componente de baja frecuencia denominada $CHAR_{background}$ (Fig. 4.1) que puede calcularse mediante diferentes técnicas

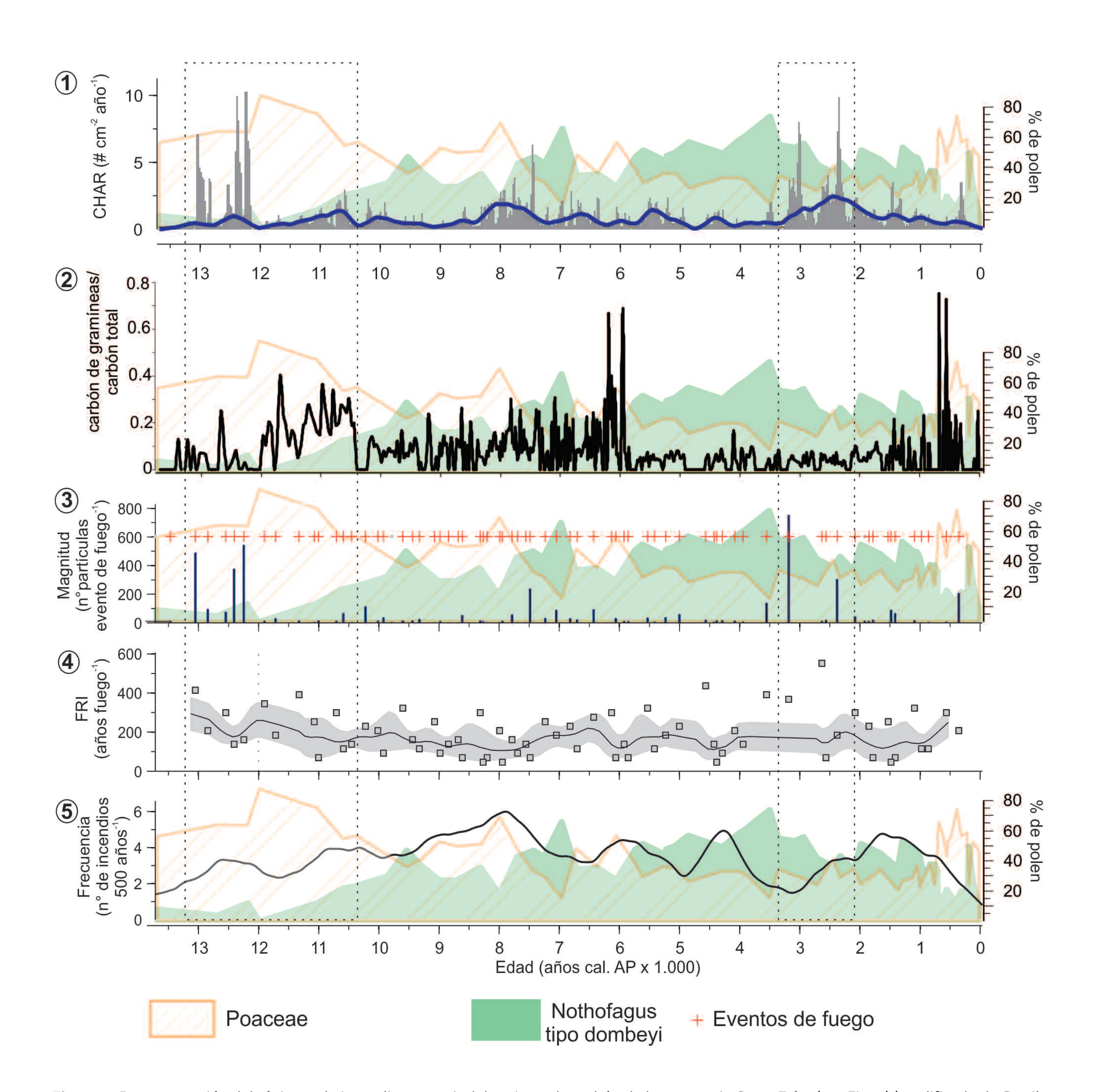


Figura 4. Reconstrucción del régimen de incendios a partir del registro de carbón de la secuencia Cerro Frías (ver Fig. 1) (modificado de Sottile *et al.*, 2012).

(*e.g.*, media simple, media móvil). Como resultado de contrastar el registro de CHAR con el $CHAR_{background}$ el software permite descomponer la serie temporal de carbón en tres subcomponentes principales: la frecuencia de los incendios, el intervalo libre de incendios y la magnitud de los incendios (Fig. 4.3–5). El término "incendios" en el registro de carbón debe ser interpretado en sentido amplio, también denominado "eventos de fuego" dado que no es posible determinar si el carbón depositado en una pequeña sección de un registro sedimentario corresponde a un único incendio o si fueron varios episodios de fuegos muy cercanos temporalmente (Whitlock y Larsen, 2001). Una de las formas de modelar el depósito de carbón en una cuenca sedimentaria es la de cotejar las series temporales de depositación de carbón con una cronología detallada de los incendios del área circundante a la cuenca sedimentaria, siendo la fuente de esa cronología la documentación histórica o el registro dendrocronológico (*e.g.*, Higuera *et al.*, 2005). Teniendo en cuenta la salvedad sobre el término "incendios", el parámetro de "frecuencia de incendios" se refiere al número de "eventos de fuego" que ocurren en un lapso sobre una determinada área (Romme, 1980; Morrisson y Swanson, 1990; Higuera *et al.*, 2009). El intervalo libre de incendios (*fire return interval-FRI* o *fire free interval*) es el número de años que transcurren entre dos eventos de fuego sucesivos en una determinada área (Romme, 1980; Higuera *et al.*, 2009). La magnitud de incendios es una medida de cuánto excede la depositación de carbón sobre los valores de carbón basales ($CHAR_{background}$) para un evento de fuego. Este parámetro podría correlacionarse con el área afectada por el/los incendios incluidos en un evento de fuego.

En una segunda instancia, al cotejar las series temporales que se generaron a partir del análisis del registro de carbón con la información polínica permite hipotetizar acerca de los cambios en el régimen de fuego en diferentes ventanas temporales. En la Figura 4 se muestra la comparación de dos momentos con regímenes de fuego contrastantes para los ecosistemas del ecotono bosque-estepa patagónica que rodean al mallín donde se ubica la secuencia Cerro Frías (Sottile *et al.*, 2012). Entre 13.500 y 10.500 años cal. AP, el régimen de incendios se caracterizó por incendios de gran magnitud, baja frecuencia y con una componente principalmente herbácea. Dado el bajo porcentaje de árboles (*Nothofagus* tipo *dombeyi*) y alto porcentaje de gramíneas (Poaceae), se infirió un régimen de incendios vinculado a ambientes esteparios. Por el contrario, durante el Holoceno Tardío, entre 3.500 y 2.000 años cal. AP, si bien se presentan algunos eventos de fuego de gran magnitud (Fig. 4.3), que coinciden con una baja frecuencia de incendios, la comparación del registro con la información polínica, permitió inferir que durante este período la biomasa combustible acumulada fue de carácter leñoso. En el contexto de alta cobertura de bosques de *Nothofagus* durante largos períodos, la presencia de fuentes de ignición generaría incendios de copas o incendios de reemplazo (ver más adelante). Por último, puede inferirse que la mayor frecuencia de incendios (y por el contrario el FRI más bajo) ocurrió en presencia de ambientes abiertos con alta cobertura de gramíneas (70–50%) y valores intermedios de cobertura de *Nothofagus* (30–50%) durante el Holoceno Medio, a *ca*. 8.000–7.500 años cal. AP (Fig. 4.5).

Por otro lado, la discriminación entre partículas de carbón leñosas y de gramíneas o hierbas (Fig. 3), permite el cálculo de un índice de severidad de incendios (ISDI) a partir de la relación que existe entre la abundancia de partículas de carbón de gramíneas y leñosas. El ISDI es una medida (alta, moderada o baja) que indica los efectos inmediatos que provoca el fuego sobre el ecosistema. Se relaciona con el grado de supervivencia y mortalidad de la vida vegetal y animal tanto sobre la superficie como por debajo del suelo. Por ejemplo, los incendios de reemplazo (s*tand-replacing-fires*) son aquellos que matan la mayoría de los árboles que habitan en un bosque e inicia la sucesión o el crecimiento de uno nuevo (Romme, 1980; Morrisson y Swanson, 1990; Agee, 1993). En este tipo de incendios, donde el material combustible son árboles y arbustos, se alcanzan temperaturas altas y en general la combustión de las hierbas y gramíneas es total, sin dejar rastros en el registro de carbón, por lo tanto las partículas de carbón de elementos leñosos dominan fuertemente el registro. En el caso contrario, los incendios superficiales alcanzan temperaturas significativamente menores y en estos casos el número de partículas de carbón de gramíneas alcanza un protagonismo mayor que las partículas leñosas.

El ISDI permitió brindar mayor robustez a la reconstrucción del régimen de incendios de la secuencia Cerro Frías

(Fig. 4.2). Los valores muy bajos (< 0,1) entre 6.000 y 2.000 años cal. AP indican que los incendios de reemplazo (aquellos que consumen casi por completo la biomasa arbórea) eran comunes durante ese período. Mientras que los valores mayores, previos a 6.000 años cal. AP y posteriores a 2.000 años cal. AP, sugieren la ocurrencia de incendios superficiales (es decir aquellos que solo consumen parcialmente la biomasa herbáceo-arbustiva del sotobosque) o de severidad intermedia (Sottile *et al.*, 2012).

Por otro lado, en la Patagonia norte, la relación entre la

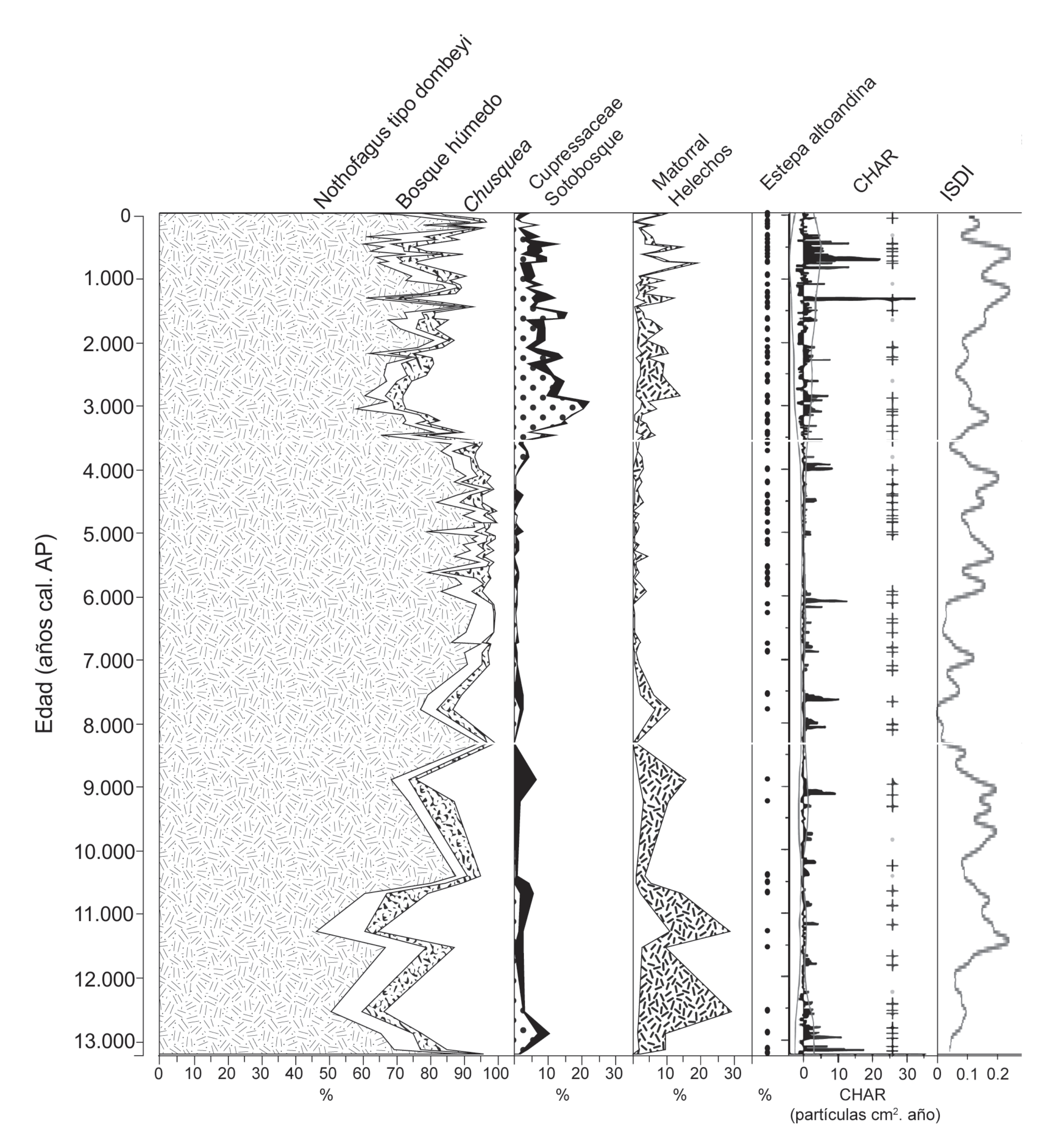


Figura 5. Diagrama polínico integrado y registro de carbón de El Laguito del Morro (ver Fig. 1) (modificado de Giaché y Bianchi, 2018). ISDI: índice de severidad de incendios.

abundancia del material combustible del sotobosque, la apertura del canopeo, los eventos climáticos extremos y el régimen de incendios, han sido discutidos y estudiados ampliamente, principalmente teniendo en cuenta el efecto del régimen de disturbios sobre los ecosistemas boscosos (*e.g.*, Kitzberger *et al.*, 1997, 2012, 2016; Veblen *et al.*, 1999; Kitzberger, 2003, 2012). Desde el registro paleoecológico, la secuencia del Laguito del Morro (Fig. 5) aportó información significativa acerca de los patrones fuego-vegetación a escalas temporales mayores (siglos a milenios) (Giaché y Bianchi, 2018). La comparación del registro de carbón, su ISDI y el registro polínico permitió inferir que con posterioridad a 10.600 años cal. AP el bosque per-húmedo de *Nothofagus* fue gradualmente reemplazado por un bosque puro de *Nothofagus* con un sotobosque de *Chusquea* sp. (caña) hacia 8.300 años cal. AP (Figs. 5, 6). Durante todo este período el valor del ISDI fluctúa entre valores altos y bajos. Después de *ca*. 6.000 años cal. AP, el ISDI varía indicando incendios de baja severidad que pueden haber sido provocados por la acumulación de caña seca y hojarasca en el suelo. Entre 3.500 y 746 años cal. AP, el ISDI sugiere un régimen de incendios más frecuentes pero menos severos. Esto podría deberse a que la expansión de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. & Bizzarri (Cupressaceae) a *ca*. 3.500 años cal. AP produjo un cambio en la estructura del bosque, generando un bosque mixto de *Nothofagus*-*A. chilensis* y permitió el mayor desarrollo de la vegetación herbácea. A partir de 746 años cal. AP, la expansión del matorral reemplazó drásticamente al bosque bajo incendios frecuentes y severos (Figs. 5, 7).

EL APORTE DE LOS ESTUDIOS DE CARBÓN EN EL CONTEXTO DE LAS INVESTIGACIONES PALEOAMBIENTALES EN LA PATAGONIA DURANTE LOS ÚLTIMOS 30 AÑOS

La reconstrucción del régimen de incendios en Patagonia fue iniciada por Calvin J. Heusser durante la década de 1980 (*e.g.*, Heusser, 1984, 1987, 1989; Información Suplementaria Online), quien estudió el contenido polínico y de partículas de carbón microscópico en preparados polínicos, proveniente de registros de lagunas, mallines y turberas situados en ambientes de los Bosques Subantárcticos y la Estepa Patagónica. Simultáneamente, Vera Markgraf, estudió los registros polínicos del Pleistoceno Tardío y Holoceno y publicó numerosos trabajos de reconstrucciones paleoambientales que luego incorporaron en las discusiones los registros de carbón (Información Suplementaria Online). Ambos publicaron trabajos en los cuales sintetizaron dos líneas de pensamiento acerca de las interpretaciones de las variaciones de carbón en los registros. Por un lado Heusser (1984, 1994) argumentó que el registro de carbón representaría un indicador indirecto de la presencia de ocupaciones humanas (sociedades de cazadores-recolectores), descartando la ocurrencia de incendios naturales bajo el supuesto de que los eventos volcánicos o de tormentas convectivas que ocasionaran fuentes de ignición naturales tenía baja probabilidad de ocurrencia. Por otro lado, Markgraf y Anderson (1994), si bien no negaron el posible efecto antrópico sobre la ocurrencia de incendios vinculados con momentos de ocupación humana, señalaron la importancia de la variabilidad climática durante diferentes momentos del Holoceno e incluso vincularon el cambio en el régimen de incendios con el Modo de Oscilación del Sur (ENSO)/El Niño como forzante de la ocurrencia de incendios en diferentes localidades de los Andes patagónicos entre los 36° y 55° S. Estos supuestos y argumentos constituirán una escuela de pensamiento que será continuada por diferentes paleoecólogos desde la década de 1990 hasta la actualidad. En los ecosistemas chilenos al sur de los 40° S, las investigaciones paleoambientales realizadas por Patricio I. Moreno y sus colaboradores (Moreno, 2000; Abarzúa y Moreno, 2008; Moreno *et al.*, 2010, 2014; Villa-Martínez *et al.*, 2012; Moreno y Videla, 2016; Henríquez *et al.*, 2017; Simi *et al.*, 2017; Información Suplementaria Online) han hecho énfasis en la reconstrucción de la variabilidad (en cuanto a localización e intensidad) de los vientos del oeste a partir de los cambios en los principales taxones polínicos complementando sus interpretaciones con el análisis acoplado del registro de carbón. Además, el contraste entre la reconstrucción de la vegetación y el régimen de incendios ha permitido hipotetizar/reconstruir cambios a mayor escala temporal (siglos a milenios) de modos de circulación atmosférica como son el Modo de Oscilación Antárctica (SAM) (Moreno *et al.*, 2014) y el ENSO (Moreno *et al.*, 2010). En este contexto, Whitlock *et al.* (2007), publicaron la primera síntesis de registros de carbón disponibles hasta ese momento y discutieron los posi-

bles forzantes climáticos vinculados a los principales patrones de cambios en el régimen de incendios a escala subcontinental (sur de América del Sur).

Por otro lado, los estudios paleoecológicos llevados a cabo durante los últimos 15–20 años a cargo de Markgraf, María M. Bianchi y Cathy Whitlock (Markgraf y Bianchi, 1999; Bianchi, 2000, 2008; Huber y Markgraf, 2003; Huber *et al.*, 2004; Whitlock *et al.*, 2006, 2014; Markgraf *et al.*, 2007, 2009, 2013) en los Bosques entre los 40° y 52° S (Patagonia norte), no sólo permitieron discutir la evolución de los ecosistemas boscosos y del ecotono bosque-Estepa Patagónica, sino también enriquecer las interpretaciones paleoambientales mediante la aplicación de marcos conceptuales provenientes de estudios de la ecología del fuego del ecotono bosque-estepa desarrollados por Veblen *et al.* (1999) y Kitzberger *et al.* (1997), entre otros. Este tipo de interpretaciones paleoambientales incorporaron en la discusión de los forzantes de cambios, a los factores de retroalimentación positiva y negativa de los diferentes tipos de combustibles y condiciones microambientales presentes en diferentes comunidades vegetales. Los estudios de Iglesias *et al.* (2012a,b, 2014, 2016) continuaron la línea de investigación en Patagonia norte, mientras que los estudios de Sottile *et al.* (2012, 2015a,b), Sottile (2014) y Echeverría *et al.* (2015) se enfocaron en desarrollar esa línea para los ecosistemas de Patagonia sur, contemplando y analizando diferentes patrones de disturbios actuales sobre la diversidad vegetal y su correlación con los cambios observados en el registro paleoecológico. Recientemente, los trabajos de de Porras *et al.* (2012, 2014), Iglesias y Whitlock (2014), Holz *et al.* (2016), Méndez *et al.* (2016) y Giaché y Bianchi (2018) presentan nuevos registros y metodologías de modelado que permiten contrastar el registro de carbón con diferentes momentos de ocupación humana y de esa manera evaluar el interrogante del o los forzantes implicados en la variabilidad del régimen de incendios para diferentes regiones de los Andes patagónicos. Estas investigaciones han permitido complejizar el entendimiento de la dinámica del régimen de incendios incorporando en algunas regiones a la presión antrópica ejercida por los grupos de sociedades de cazadores-recolectores, y de los pobladores post-colonización europea, actuando de manera sinérgica con la variabilidad climática durante el Holoceno.

LA RECONSTRUCCIÓN DE LA DINÁMICA PALEOAMBIENTAL DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO MEDIANTE LA INTEGRACIÓN DE LOS REGISTROS DE CARBÓN Y POLÍNICOS. INTERROGANTES ECOLÓGICOS CON RESPUESTAS EN EL REGISTRO DE CARBÓN Y PALINOLÓGICO

A. ¿Cómo afectan los incendios la evolución del paisaje regional?

El estudio de múltiples secuencias fósiles en la Patagonia norte en las que se han analizado los registros de carbón y polínicos ha permitido reconstruir la secuencia de cambios en los ecosistemas de los Bosques patagónicos (Heusser, 1987; Markgraf y Bianchi, 1999; Bianchi, 2000; Markgraf *et al.*, 2009, 2013; Iglesias *et al.*, 2012 a,b, 2014; Iglesias y Whitlock, 2014) evaluando el rol de los incendios en la evolución del paisaje. Uno de los cambios más importantes registrados ha sido el reemplazo de bosques puros de *Nothofagus* por bosques mixtos de *Nothofagus- Austrocedrus chilensis* y el desarrollo de bosques abiertos de *A. chilensis* (Fig. 6). Uno de los patrones comunes que puede observarse es que en todos los sitios se produjo un cambio a expensas de *Nothofagus*, sin embargo, el tiempo en el que se produjo dicha expansión varió dentro de la región en *ca*. 2.000 años (Fig. 7). Esta expansión produjo un cambio en las especies arbóreas dominantes, a la vez que aumentó la frecuencia de los incendios en la región. El incremento sustancial de *A. chilensis* llevó a un cambio en la estructura del bosque de *Nothofagus* sugiriendo la presencia de un bosque mixto de *Nothofagus- A. chilensis*, en el Laguito del Morro (Giaché y Bianchi, 2018), Mallín Aguado (Markgraf y Bianchi, 1999), Lago Mascardi (Bianchi y Ariztegui, 2012) y Lago Trébol (Whitlock *et al.*, 2006) desde *ca*. 4.000 hasta 6.000 años cal. AP. En Laguna Huala Hué (Iglesias *et al.*, 2012a), la expansión de *Austrocedrus*, en cambio, llevó al desarrollo de un bosque abierto de *Austrocedrus* y un aumento en la actividad de fuego que se evidencia mediante el incremento de los valores de CHAR (Fig. 7) y una mayor frecuencia local de incendios (Iglesias *et al.*, 2012a). En la mayoría de los sitios este cambio sustancial en el paisaje se produjo junto con un cambio en la actividad de los incendios. Tanto en el Laguito del Morro, Lago Trébol y Laguna Huala Hué, los incendios se vuelven más frecuentes y menos severos (Whitlock *et al.*, 2006; Iglesias *et al.*, 2012a; Giaché y Bianchi, 2018). En

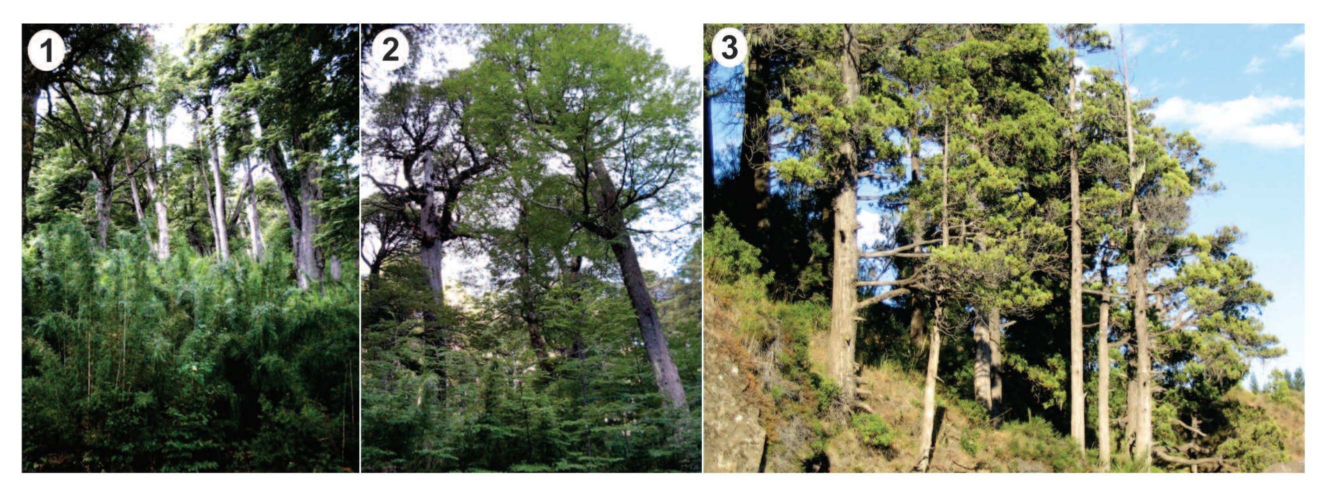


Figura 6. Tipos de bosques actuales en una transecta oeste-este. Los cambios regionales inferidos en múltiples registros de la Patagonia norte desde la transición Pleistoceno/ Holoceno, sugieren una evolución del paisaje que comienza con el dominio de bosques puros de *Nothofagus* que son luego reemplazados por Bosques mixtos de *Nothofagus-Austrocedrus chilensis* y en ocasiones por bosques abiertos de *A. chilensis.* **1,** Bosque puro de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. con sotobosque de *Chusquea culeou* E. Desv. **2,** Bosque puro de *N. dombeyi* post disturbio con sotobosque de renovales de *N. dombeyi*. **3,** Bosque de *A. chilensis* en el ecotono bosque-estepa.

cambio, en Mallín Aguado los niveles de carbón fueron bajos indicando incendios poco frecuentes (Markgraf y Bianchi, 1999). Este último patrón puede deberse al incremento en las precipitaciones, especialmente en verano.

B. ¿Cómo afectan los incendios a las comunidades de bosque?

Además de la caracterización del régimen de fuego en diferentes ventanas temporales, el análisis de la variación entre el registro de carbón y diferentes taxones polínicos permiten discutir diferentes hipótesis ecológicas o dilucidar las causales de los eventos de fuego en el pasado. Los resultados obtenidos a partir del estudio de una secuencia de un mallín en la Península Avellaneda (Península Avellaneda Alto, PAA, sudoeste de Santa Cruz) permitieron rescatar información ambiental que abarca series temporales mayores a la escala interanual, pudiendo evidenciar patrones de cambios desde escalas decadales hasta centeniales/mileniales. Los análisis de correlación cruzada (*Cross Correlation Analysis*) permitieron evaluar la sincronía entre la serie temporal de CHAR y diferentes taxones o conjunto de taxones agrupados en diferentes tipos funcionales (*e.g.*, Tinner *et al.*, 1999; Colombaroli *et al.*, 2010; Echeverría *et al.*, 2015).

En la Figura 8 puede observarse la correlación cruzada de algunos taxones polínicos seleccionados con el registro de carbón (CHAR) de los últimos 3.000 años cal. AP de la secuencia PAA estudiada por Sottile (2014) ubicada en ambientes de bosque de *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser de la Península Avellaneda. Los análisis de correlación sugieren que un aumento en la cobertura de los arbustos y una disminución en el canopeo de *Nothofagus* durante un lapso promedio de 15 años o más, favorecería la ocurrencia de incendios. Además, el análisis muestra que los efectos de la recuperación del bosque (*Nothofagus*) en términos de canopeo dejarían huella durante *ca*. 75–100 años posteriores a la ocurrencia de los incendios. La arbustización del ecosistema post-incendio parecería reflejar el comportamiento inverso al del canopeo. Los matorrales que abundan sobre la ladera de la Península Avellaneda producto de un gran incendio ocurrido entre 1946 y 1956 se visualizan en la Figura 8.

Es claro que los disturbios generan nichos vacantes para diferentes especies adaptadas a los cambios en las condiciones microambientales post-incendios (*e.g.*, Ghermandi *et al.*, 2004; Sottile *et al.*, 2015a). Sin embargo, son escasos los estudios sucesionales post-disturbios en parcelas permanentes que superen un período de muestreo decadal. El registro paleoecológico nos permite observar patrones ecológicos que incluyen décadas. En el análisis de correlación cruzada entre CHAR y el tipo polínico *Acaena* (Fig. 8.3), puede observarse cómo las especies de este género tienden a colonizar los ambientes post-incendios durante un

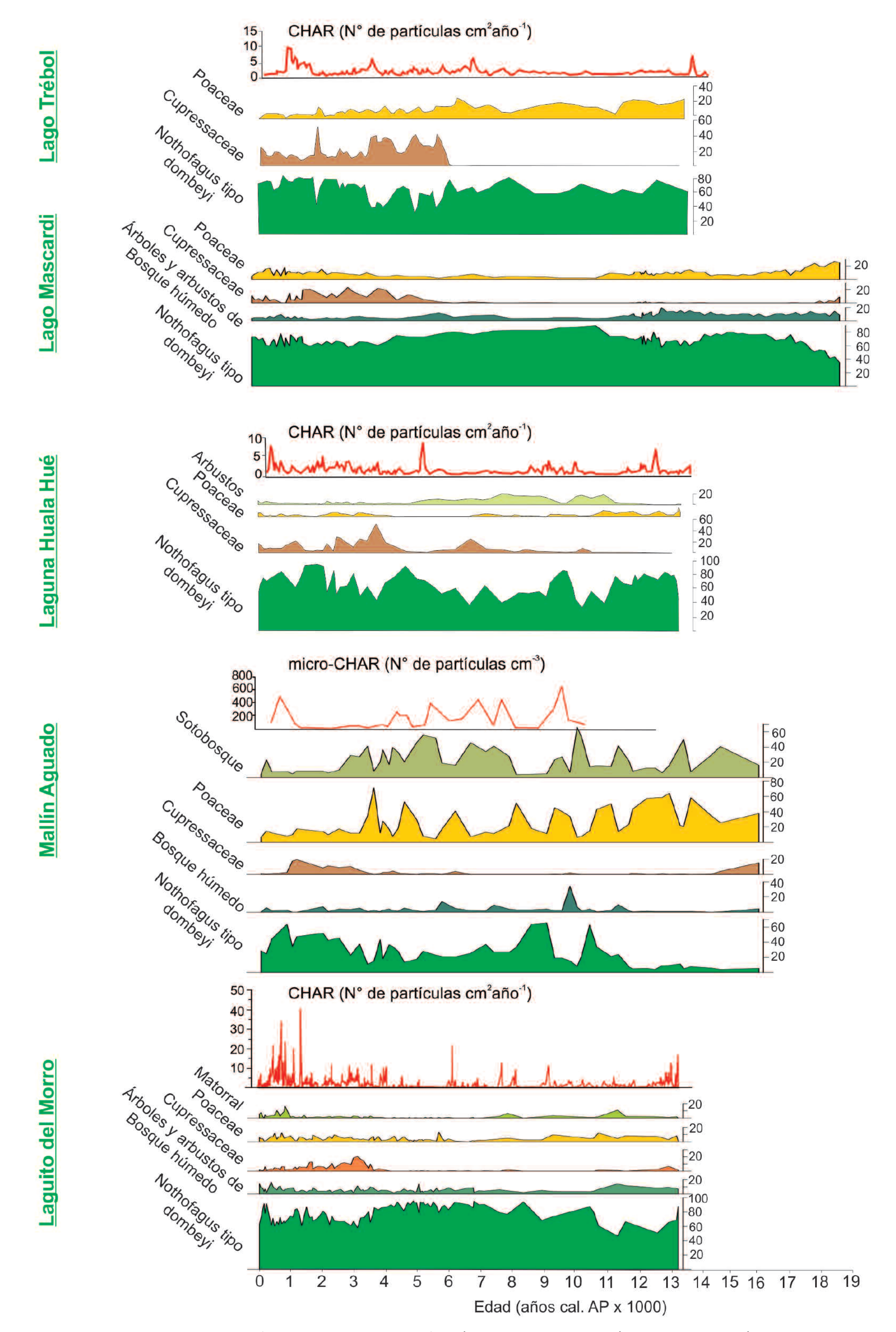


Figura 7. Diagramas de polen resumido y carbón de los sitios LagoTrébol (Whitlock *et al.*, 2006), Lago Mascardi (Bianchi y Ariztegui, 2012), Laguna Huala Hué (Iglesias *et al.*, 2012a), Mallín Aguado (Markgraf y Bianchi, 1999) y Laguito del Morro (Giaché y Bianchi, 2018). El tipo polínico Cupressaceae, de acuerdo con los autores de los trabajos citados, representa mayoritariamente a *Austrocedrus chilensis*, dado que las otras especies de Cupressaceae (*Fitzroya cupressoides* (Molina) I.M. Johnst.y *Pilgerodendrum uviferum* (D. Don) Florin) de los bosques patagónicos no se desarrollan en el área donde se ubican estas secuencias.

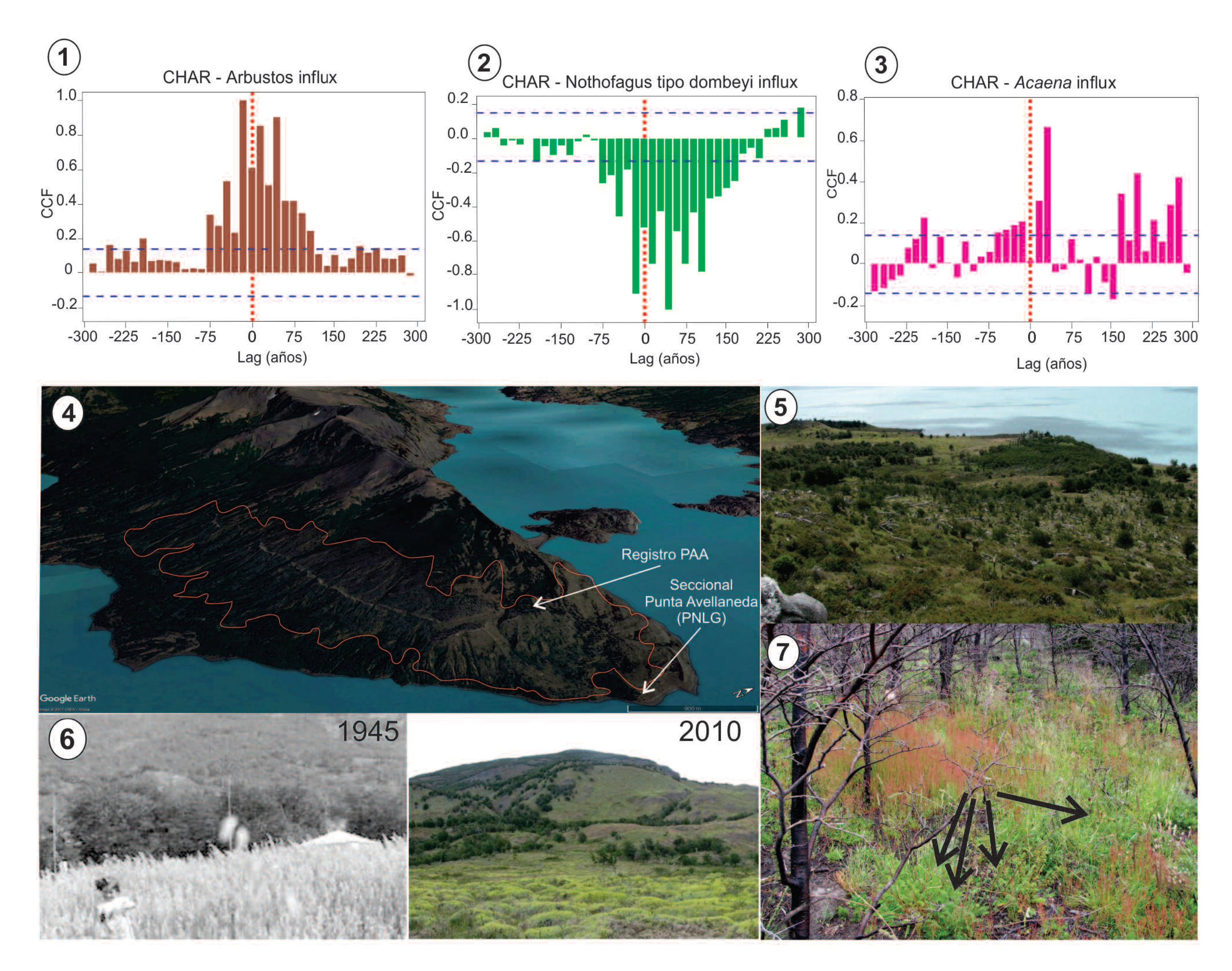


Figura 8. 1–**3,** Análisis de correlación cruzada para la ventana temporal 3.000 años cal. AP y el presente entre el registro de carbón (CHAR) y tipos polínicos (*influx*) seleccionados del registro Península Avellaneda Alto (PAA) (Sottile, 2014). Los análisis de correlación cruzada se realizaron con el Software de libre acceso R (*R Development Core Team2011*) utilizando la librería *stats* que es parte del programa R disponible online (Wessa, 2013; http://www.wessa.net/). **4,** ubicación del registro PAA, el área afectada por el incendio ocurrido entre 1946 y1956 delimitado por una curva de color rojo. Se señala la ubicación de la seccional de guardaparques Punta Avellaneda, ex-casco de la estancia de la familia Stipic que abandonó la península en 1956 (Echeverría *et al*., 2015). **5,** fotografía tomada desde el sitio PAA hacia la seccional de guardaparques Punta Avellaneda. Nótese el desarrollo del matorral post-incendio. **6,** contraste de la ladera este de la Península Avellaneda pre y post-incendio (imagen modificada de Echeverría *et al*., 2015). **7,** desarrollo de individuos de *Acaena pinnatifida* Ruiz & Pav. dos años después de la ocurrencia de un incendio de reemplazo en la zona de Chorrillo del Salto (El Chaltén, Parque Nacional Los Glaciares (PNLG), Argentina) señalado por flechas.

período de hasta 30 años post-incendios. En la Figura 8.7, se puede observar cómo ejemplares de *A. pinnatífida* junto con otras hierbas dominan el suelo de un área afectada por un incendio de reemplazos dos años previos. Los patrones de colonización post-incendio de *Acaena*, ya habían sido informados por Ghermandi *et al.* (2004) en relevamientos realizados dos años post-incendio en la Patagonia norte, sin embargo, la información paleoecológica del tipo de análisis que se muestra en la Figura 8, complementa la información ecológica acerca de ésta y de otras especies.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

El carbón vegetal sedimentario es un importante indicador paleoecológico extraído de registros "continuos" de testigos de sedimentos lacustres, mallines y turberas que permite la reconstrucción de las variaciones a largo plazo en la ocurrencia de los incendios (naturales o antrópicos). Sin embargo, más allá de su potencial para la reconstrucción de la historia de los incendios, el análisis de este *proxy* permite dilucidar algunos interrogantes difíciles de responder desde el registro palinológico *per se*.

En el sur de América del Sur, los trabajos pioneros de Heusser y Markgraf permitieron conocer la relevancia del carbón vegetal sedimentario como fuente importante en la reconstrucción de la historia de la vegetación y su respuesta a las variaciones climáticas. Whitlock aportó la metodología en los estudios de acumulación de carbón macroscópico en lagos. A partir de estos trabajos, las investigaciones posteriores basadas en el análisis de carbón y el registro polínico han permitido determinar que la interacción clima-vegetación-incendios tuvo un rol preponderante en la evolución del paisaje de la Patagonia durante el Cuaternario tardío (*e.g.*, reemplazo de bosques puros de *Nothofagus* por bosques mixtos de *Nothofagus*/*Austrocedrus chilensis*), a la vez que la influencia humana durante este proceso ha sido mínima, tomando relevancia en algunos sitios de manera localizada.

Gran parte de los estudios realizados se localizan sobre ecosistemas boscosos o del ecotono bosque-estepa. Aún son escasas las reconstrucciones del régimen de incendios en otros ecosistemas importantes de la Patagonia como las estepas graminosas y arbustivas. En especial, es necesario evaluar los cambios que se produjeron en estos ecosistemas extra-andinos durante los últimos dos siglos frente a las altas presiones de pastoreo. Los registros de carbón y palinológicos pueden aportar información ecológica significativa para mejorar pautas de manejo sustentable en dichas regiones.

De la misma manera la mayor parte de las reconstrucciones paleoecológicas en bosques y el ecotono bosque-estepa se han focalizado en escalas temporales de milenios a siglos desde la transición Pleistoceno/Holoceno. Los estudios basados en secuencias sedimentarias de alta resolución en los Andes patagónicos para resolver preguntas del pasado reciente, cuyos resultados puedan mejorar las prácticas de manejo (*e.g.*, en la recuperación de áreas deforestadas afectadas por la invasión de especies exóticas) son un área del conocimiento que tiene mucho por desarrollar y muchas respuestas por brindar.

Si bien los estudios de reconstrucción del régimen de incendios durante los últimos siglos presentan un gran potencial, es necesario desarrollar y calibrar los modelos de producción, dispersión y depositación de carbón para los ecosistemas del sur de América del Sur. Las diferencias entre la biota del hemisferio norte y del sur de América del Sur, sumado a las particularidades topográficas y de circulación hacen imperiosa la necesidad de calibrar estos modelos para obtener reconstrucciones más robustas del régimen de incendios en el pasado. La ocurrencia de incendios de diferente magnitud durante los últimos 20 años, que han afectado áreas naturales de la región permite caracterizar a los procesos de producción, dispersión y depositación del carbón en un amplio rango de situaciones y además evaluar posibles procesos tafonómicos implicados en la distorsión del registro bajo diferentes situaciones.

Aunque la principal aplicación de las técnicas de reconstrucción del régimen de incendios ha sido desarrollada para registros de depositación "continua" como lagos, mallines y turberas, sería interesante conocer e interpretar el registro de carbón proveniente de suelos o paleosuelos y en sedimentitas (*e.g.*, del Cretácico, Paleógeno y Neógeno). Entender cómo interpretar el registro de carbón proveniente de este tipo de depósitos permitiría recuperar la historia de incendios en áreas de vacancia de registros continuos. Por otro lado, el conocimiento del registro de fuego proveniente de rocas sedimentarias del Paleógeno y Neógeno de la Patagonia sería un insumo potente a la hora de formular hipótesis a escala evolutiva que permitan comprender la radiación adaptativa de diversos taxones vegetales frente a presiones de selección asociadas a regímenes de fuego determinantes en diferentes ventanas temporales.

AGRADECIMIENTOS

PIP-CONICET, 2014-470, PICT1687-2015, PICT0763-2015. A C. Heusser (†) y V. Markgraf por reconocer tempranamente la importancia del carbón vegetal sedimentario como indicador paleoambiental e iniciarnos en el análisis de carbón microscópico. C. Whitlock nos capacitó en la aplicación de la metodología de análisis de carbón macroscópico en el campo, en el laboratorio y durante el desarrollo de numerosos trabajos financiados por sus proyectos. A. D. Navarro y F. Quintana por las discusiones metodológicas y el aprendizaje compartido, a los arqueólogos de la Patagonia norte por las valiosas discusiones sobre el rol de los cazadores-recolectores en la propagación de los incendios. A las sugerencias de dos revisores anónimos y del editor A. R. Prieto que permitieron mejorar la calidad y claridad de este manuscrito. Al personal de los Parques Nacionales Nahuel Huapi y Los Glaciares, dueños de estancias y numerosos colegas por colaborar en las campañas de muestreo.

BIBLIOGRAFÍA

Abarzúa, A.M. y Moreno, P.I. 2008. Changing fire regimes in the temperate rainforest region of southern Chile over the last 16,000

yr. *Quaternary Research* 69: 62–71.

Agee, J.K. 1993. *Fire ecology of Pacific Northwest forests*. Island Press, Washington D.C., 490 p.

Bennett, K.D. 2005. Documentation for Psimpoll 4.25 and Pscomb 1.03: C programs for plotting pollen diagrams and analyzing pollen data. Department of Earth Sciences, University of Uppsala, Uppsala. Available: World Wide Web: http://www.chrono.qub.ac.uk/psimpoll/psimpoll.html

Bianchi, M.M. 2000. Historia de fuego en Patagonia: Registro de carbón vegetal sedimentario durante el Post-glacial y el Holoceno en Lago Escondido (41° S; 72° W). *Cuaternario y Ciencias del Ambiente, Asociación Geológica Argentina* 1: 23–29.

Bianchi, M.M. 2008. El cambio climático durante los últimos 15.000 años en Patagonia Norte: reconstrucciones de la vegetación en base a polen y carbón vegetal sedimentario. *Boletín Geográfico* 29: 39–53.

Bianchi, M.M. y Ariztegui, D. 2012. Vegetation history of the Río Manso Superior catchment area, Northern Patagonia (Argentina), since the last deglaciation. *The Holocene* 22: 1283–1295.

Bianchi, M.M. y Quintana, F.A. 2010. Charcoal Analysis: a methodology to reconstruct fires in natural landscapes at sub-millennial to decadal scales. Preliminary results in the framework of PIPA (MINCyT)-PASADO (ICDP) En: H. Corbella y N.I. Maidana (Eds.), *Primera Reunión Internodos del Proyecto Interdisciplinario Patagonia Austral y Primer Workshop Argentino del Proyecto PotrokAikeMaar Lake Sediment Archive Drilling Project*. Proyecto Editorial PIPA, Buenos Aires, p. 8–9.

Blaauw, M. 2010. Methods and code for 'classical' age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology* 5: 512–518.

Blaauw, M. y Christen, J.A. 2011. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis* 6: 457–474.

Bowman, D.M.J.S., Balch, J.K., Artaxo, P. *et al.* 2009. Fire in the Earth System. *Science* 324: 481–484.

Clark, J.S. 1988. Particle motion and the theory of charcoal analysis, source area, transport, deposition and sampling. *Quaternary Research* 30: 81–91.

Clark, J.S. y Patterson, A. 1997. Background and local charcoal in sediments: scales of fire evidence in the paleorecord. En: J.S. Clark, H. Cachier, J.G. Goldammer, y B. Stocks (Eds.), *Sediment Records of Biomass Burning and Global Change*. NATO ASI 1: *Global Environmental Change* 51, Springer Verlag, Berlin, p. 23–48.

Christensen, N.L. 1993. Fire regimes and ecosystem dynamics. En: P.J. Crutzen y J.G. Goldammer (Eds.), *Fire in the Environment: The Ecological, Atmospheric, and Climatic Importance of Vegetation Fires*. Wiley, Chichester, p. 233–244.

Colombaroli, D., Vanniere, B., Emmanuel, C. *et al.* 2008. Fire-vegetation interactions during the Mesolithic-Neolithic transition at Lagodell' Accesa, Tuscany, Italy. *The Holocene* 18: 679–692.

Conedera, M., Tinner, W., Neff, C., *et al.* 2009. Reconstructing past fire regimes: methods, applications, and relevance to fire management and conservation.*Quaternary Science Reviews* 28: 555–576.

Courtney Mustaphi, C.J. y Pisaric, M.F.J. 2014. A classification for macroscopic charcoal morphologies found in Holocene lacustrine sediments. *Progress in Physical Geography*38: 734–754. DOI: 10.1177/0309133314548886

De Porras, M.E., Maldonado, A., Abarzúa, A.M. *et al.* 2012. Postglacial vegetation, fire and climate dynamics at Central Chilean Patagonia (Lake Shaman, 44° S). *Quaternary Science Reviews* 50: 71–85.

de Porras, M.E., Maldonado, A., Quintana, F.A. *et al.* 2014. Environmental and climatic changes in central Chilean Patagonia. *Climate of the Past* 10: 1063–1078.

Di Bella, C.M., Jobbágy, E.G., Paruelo, J.M. *et al.* 2006. Continental fire density patterns in SouthAmerica. *Global Ecology and Biogeography* 15: 192–199.

Echeverría, M.E., Sottile, G.D., Mancini, M.V. *et al.* 2015. *Nothofagus* forest dynamics and palaeoenvironmental variations during the mid and late Holocene, in southwest Patagonia. *The Holocene* 24: 957–969. DOI: 10.1177/0959683614534742

Fischer, M.A., Di Bella, C.M. y Jobbágy, E. 2015. Influence of fuel conditions on the occurrence, propagation and duration of wildland fires: A regional approach. *Journal of Arid environments* 120: 637–71. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2015.04.007

Flannigan, M., Cantin, A.S., de Groot, W.J. *et al.* 2013. Global wildland fire season severity in the 21st century. *Fires Ecology and Managment* 294: 54–61.

Gardner, J.J. y Whitlock, C. 2000. Charcoal accumulation following a recent fire in the Cascade Range, Northwestern USA, and its relevance for fire-history studies. *The Holocene* 11: 541–549.

Garreaud, R., Nicora, M.G., Bürgesser, R.E., *et al.* 2014. Lightning in Western Patagonia. *Journal of geophysical Research: Atmosphere* 9: 4471–4485.

Ghermandi, L., Ghutmann, N. y Bran, D. 2004. Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *Journal of Vegetation Science* 15: 67–76.

Giaché, Y.S. y Bianchi, M.M. 2018. 13,000 years of forest history in the Río Manso Inferior Valley, Northern Patagonia. Fire-vegetation-humans links. *Journal of Archaeological Science Reports* 18: 769–774.

Hantson, S., Kloster, S., Coughlan, M. *et al.* 2016. Fire in the Earth System – bridging data and modelling research.*Bulletin of the American Meteorological Society* 97: 1069–1072.

Hawthorne, D., Courtney Mustaphi, C.J., Aleman, J.C. *et al.* 2017. Global Modern Charcoal Dataset (GMCD): A tool for exploring proxy-fire linkages and spatial patterns of biomass burning'.*Quaternary International*. Doi: http://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.03.046

Henríquez, W.I., Villa-Martínez, R., Villanova, I. *et al.* 2017. The last glacial termination on the Eastern flank of the central Patagonian Andes (47° S). *Climate of the Past* 13: 879–895.

Heusser, C.J. 1984. Late-glacial- Holocene climate of the lake district of Chile. *Quaternary Research* 22: 77–90.

Heusser, C.J. 1987. Fire history of Fuego-Patagonia. *Quaternary South America and Antarctic Peninsula* 5: 93–109.

Heusser, C.J. 1989. Late Quaternary Vegetation and Climate of Southern Tierra del Fuego. *Quaternary Research* 31: 396–406.

Heusser, C.J. 1994. Paleoindians and fire during the late Quaternary in southern South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 435–443.

Higuera, P.E., Brubaker L.B., Anderson, P.M. *et al.* 2009. Vegetation mediated the impacts of postglacial climatic change on fire regimes in the southcentral Brooks Range, Alaska. *Ecological Monographs* 9: 201–219.

Higuera, P.E., Brubaker, L.B. y Sprugel, D.G. 2005. Reconstructing fire regimes with charcoal from small hollows: a calibration with tree-ring records of fire. *The Holocene* 15: 238–251.

Higuera, P.E., Peter, M.E., Brubaker, L.B. *et al.* 2007. Understanding the origin and analysis of sediment-charcoal records with a simulation model. *Quaternary Science Reviews* 26: 1790–1809.

Holz, A., Méndez, C., Borrero, L., *et al.* 2016. Fires: the main human

impact on past environments in Patagonia? *Past Global Changes Magazine* 24: 72–73. Doi:10.22498/pages.24.2.72

Huber, U.M. y Markgraf, V. 2003. European impact on fire regimes and vegetation dynamics at the steppe-forest ecotone of southern Patagonia. *The Holocene* 13: 567–579.

Huber, U.M., Markgraf, V. y Schäbitz, F. 2004. Geographical and temporal trends in Late Quaternary fire histories of Fuego-Patagonia, South America. *Quaternary Science Reviews* 23: 1079–1097.

Iglesias, V. y Whitlock, C. 2014. Fire responses to postglacial climate change and human impact in northern Patagonia (41-43° S). *Proceedings Natural Academy of Science* 111: E5545–E5554. Doi: 10.1073/pnas.1410443111

Iglesias, V., Markgraf, V. y Whitlock, C. 2016. 17,000 years of vegetation, fire and climate change in the eastern foothills of the Andes (lat. 44° S). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 457: 195–208.

Iglesias, V., Whitlock, C., Bianchi, M.M. *et al.* 2012a. Climate and local controls of long-term vegetation dynamics in northern Patagonia (Lat 41° S). *Quaternary Research* 78: 502–512.

Iglesias, V., Whitlock, C., Bianchi, M.M. *et al.* 2012b. Holocene climate variability and environmental history at the Patagonian forest/steppe ecotone: Lago Mosquito (42.50° S; 71.40° W) and Laguna del Cóndor (42.20° S; 71.17° W). *The Holocene* 22: 1297–1307.

Iglesias, V., Whitlock, C., Markgraf, V. *et al.* 2014. Postglacial history of the Patagonian forest/steppe ecotone (41–43° S). *Quaternary Science Reviews* 94: 120–135.

Kitzberger, T. 2003. Regímenes de fuego en el gradiente bosque-estepa del noroeste de Patagonia: variación espacial y tendencias temporales. En: C. Kunst, S. Bravo, y J. Panigatti (Eds.), *Fuego en los ecosistemas argentinos*. INTA, p.79–92.

Kitzberger, T. 2012. Ecotones as complex arenas of disturbance, climate and human impacts: the trans-Andean forest-steppe ecotone of northern Patagonia. En: R. Myster (Ed.), *Ecotones between forest and grassland*. Springer, Oklahoma State University, Stillwater, p. 59–88.

Kitzberger, T., Aráoz, E., Gowda, J.H., Mermoz, M. y Morales, J.M. 2012. Decreases in fire spread probability with forest age promotes alternative community states, reduced resilience to climate variability and large fire regime shifts. *Ecosystems* 15: 97–112.

Kitzberger, T., Perry, G.L.W., Paritsis, J. *et al.* 2016. Fire-vegetation feedbacks and alternative states: common mechanisms of temperate forest vulnerability to fire in southern South America and New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 54: 247–272.

Kitzberger, T., Veblen, T.T. y Villalba, R. 1997. Climatic influences on fire regimens along a rainforest-to-xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography* 24: 35–47.

Markgraf, V. y Anderson, L. 1994. Fire history of Patagonia: climate versus human cause. *Revista do Instituto Geográfico do Sao Pablo* 15: 33–47.

Markgraf, V. y Bianchi, M.M. 1999. Paleoenvironmental changes during the last 17.000 years in western Patagonia: Mallin Aguado, Province of Neuquén, Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 19: 175–193.

Markgraf, V., Iglesias, V. y Whitlock, C. 2013. Late and postglacial vegetation and fire history from Cordón Serrucho Norte, northern Patagonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 371: 109–118.

Markgraf, V., Whitlock, C., Anderson, R.S. *et al.* 2009. Late Quaternary vegetation and fire history in the northernmost *Nothofagus* forest region: Mallín Vaca Lauquen, Neuquén Province, Argentina. *Journal of Quaternary Science* 24: 248–258.

Markgraf, V., Whitlock, C. y Haberle, S. 2007.Vegetation and fire history during the last 18,000 cal yr B.P. in Southern Patagonia: Mallín Pollux, Coyhaique, Province Aisén (45° 41′ 30″ S, 71°50′ 30″ W, 640 m elevation). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 254: 492–507.

Marlon, J.R., Bartlein, P.J., Daniau, A.-L. *et al.* 2013. Global biomass burning: A synthesis and review of Holocene paleofire records and their controls. *Quaternary Science Review* 65: 5–25.

Méndez, C., de Porras, M.E., Maldonado, A. *et al.* 2016. Human Effects in Holocene Fire Dynamics of Central Western Patagonia (~ 44° S , Chile). *Frontiers in Ecology and Evolution* 4: 1–19.

Moreno, P.I. 2000. Climate, Fire and vegetation between about 13,000 and 9200 14C yr in the Chilean Lake district. *Quaternary Research* 54: 81–89.

Moreno, P.I. y Videla, J. 2016. Centennial and millennial- scale hydroclimate changes in northwestern Patagonia since 16,000 yr BP. *Quaternary Science Reviews* 149: 326–337.

Moreno, P.I., Kitzberger, T., Iglesias, V. *et al.* 2010. Paleofires in southern South America since the Last Glacial Maximum. *Past Global Changes Magazine* 18: 75–77.

Moreno, P.I., Villanova, I., Villa-Martínez, R. *et al.* 2014. Southern Annular Mode- linkages changes in southwestern Patagonia at centennial timescales over the last three millennia. *Nature communications* DOI: 10.1038/ncomms5375.

Morrison, P. y Swanson, F.J. 1990. [*Fire History and pattern in a Cascade Range landscape*. General Technical Report: PNW-GTR-254of theU.S. Department of Agriculture, Forest Service, Portland, 77 p. Inédito.].

Paritsis, J., Veblen, T.T. y Holz, A. 2014. Positive feedbacks contribute to shifts from Nothofagus pumilio forests to fire-prone shrublands in Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 26: 89–101.

Peters, M.E. e Higuera, P.E. 2007. Quantifying the source area of macroscopic charcoal with a particle dispersal model.*Quaternary Research* 67: 304–310.

Power, M.J., Marlon, J.R., Bartlein, P.J. *et al.* 2010. Fire history and the global charcoal database: a new tool for hypothesis testing and data exploration. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 291: 52–59.

Quintana, F.A. y Bianchi, M.M. 2010. Macroscopic charcoal analysis from lacustrine sediments as a methodology to reconstruct fire history: First results from Santa Cruz (50°–52° S). Argentina. *Terra Nostra Schriften der GeoUnion Alfred Wegener-Stiftung* 1: 56–57.

R Development Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, World Wide Web: http://www.rproject.org

Romme, W. 1980. [*Fire history terminology: report of the ad hoc committee*. General Technincal Report RM-GTR-81 of the U.S: Department of Agriculture, Forest Service, Arizona, 142 p. Inédito.].

Simi, E., Moreno, P.I., Villa-Martínez, R. *et al.* 2017. Climate change and resilience of deciduous *Nothofagus* forests in central–east Chilean Patagonia over the last 3200 years. *Journal of Quaternary Science* 32: 845–856.

Sottile, G.D. 2014. [*Historia de la vegetación vinculada a disturbios de incendios durante el Holoceno en el ecotono bosque- estepa de Santa Cruz, Argentina*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Mar del Plata, Buenos Aires, 145 p. Inédita.].

Sottile, G.D., Bamonte, F.P., Mancini, M.V. *et al.* 2012. Insights into Holocene vegetation and climate changes at the southeast of the Andes: *Nothofagus* forest and Patagonian steppe fire records. *The Holocene* 22: 1309–1322.

Sottile, G.D., Echeverría, M.E., Mancini, M.V. *et al.* 2015b. Eastern Andean environmental and climate synthesis for the last 2000 years BP from terrestrial pollen and charcoal records of Patagonia. *Climate of the Past discussions* 11:2121-2157. World Wide Web: https://doi.org/10.5194/cpd-11-2121-2015

Sottile, G.D, Meretta, P.E., Tonello, M.S. *et al.* 2015a. Disturbance induced changes in species and functional diversity in southern Patagonian forest-steppe ecotone. *Forest Ecology and Management* 353: 7–86.

Tepley, A.J., Veblen, T.T., Perry, G.L.W. *et al.* 2016. Positive feedbacks to fire-driven deforestation following human colonization of the South Island of New Zealand. *Ecosystems* Doi: 10.1007/s10021-016-0008-9.

Tinner, W., Hubschmid, P., Wehrli, M. *et al.* 1999. Long-termforest fire ecology and dynamics in southern Switzerland. *Journal of Ecology* 87: 273–289.

Vannière B., Blarquez O., Marlon J. *et al.* 2014. Multi-Scale Analyses of Fire-Climate-Vegetation Interactions on Millennial Scales. *Past Global Changes Magazine* 22: 40.

Veblen, T.T., Kitzberger, T., Villalba, R. *et al.* 1999. Fire History in Northern Patagonia: The Roles of Humans and Climatic Variation. *Ecological Monographs* 69: 47–67.

Villa-Martínez, R., Moreno, P.I. y Valenzuela, M.A. 2012. Deglacial and postglacial vegetation changes on the eastern slopes of the central Patagonian Andes (47° S). *Quaternary Science Reviews* 32: 86–99.

Whelan, R.J. 1995. *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press, Cambridge, 346 p.

Whitlock, C. y Millspaugh, S.H. 1996. Testing assumptions of fire history studies: an examination of modern charcoal accumulation in Yellowstone National Park. *The Holocene* 6: 7–15.

Whitlock, C. y Larsen, C. 2001. Charcoal as a fire proxy. En: J. Smoll, J.B. Birks, y W. Last (Eds.), *Tracking Environmental Change using Lake sediments*, *Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 85–97.

Whitlock, C., Bianchi, M.M., Marlon, J. *et al.* 2006. Postglacial vegetation, climate, and fire history along the east side of the Andes (lat 41–42.5° S), Argentina. *Quaternary Research* 66: 187–201.

Whitlock, C., Higuera, P.E., McWethy, D.M. *et al.* 2010. Paleoperspectives on fire ecology: revisiting the fire regime concept. *The Open Ecology Journal* 3: 6–23.

Whitlock, C., McWethy, D.B., Tepley, A.J. *et al.* 2014. Past and present vulnerability of closed-canopy temperate forest to altered fire regimes: a comparison of the Pacific Northwest, New Zealand and Patagonia. *Bioscience* 65: 151–163.

Whitlock, C., Moreno, P.I. y Bartlein, P. 2007. Climatic controls of Holocene fire patterns in southern South America. *Quaternary Research* 68: 28–36.

Doi: 10.5710/PEAPA.23.07.2018.262

Recibido: 28 de diciembre de 2017
Aceptado: 23 de julio de 2018